云 南 植 物 研 究 2001，**23**（3）：313～320
Acta Botanica Yunnanica

龙脑香科植物望天树的居群遗传结构及分化*

李巧明，许再富

（中国科学院西双版纳热带植物园，云南 * ”勐腊 666303）

摘要：运用“水平切片淀粉凝胶电泳等位酶分析”方法，对国家一级珍稀濒危保护植物望天树（*Parashorea chinensis*）进行了遗传多样性和居群分化的研究；通过对分布于滇南、滇东南和桂西南的 9 **个天然居群（中国科学院西双版纳热带植物园引种栽培的** 2 **个人工居群作为对照），**11 **个酶系统** 16 **个等位酶位点的研究表明，望天树群体内遗传变异水平极低，多态位点比率** P **为** 6.25%～12.50%（**平均为** 6.82%），**等位基因平均数** A **为** 1.06～1.13（**平均为** 1.07），**平均期望杂合度** He **为** 0.032～0.054（**平均为** 0．035），**平均观测杂合度** Ho **为** 0.063。**所有居群** Pgm－1 **位点的基因型均为杂合体，其余位点的基因型均为纯合体。居群间存在低水平的遗传分化，**GST **值为** 0.030，**结果明显不同于其它热带植物的报道。望天树群体的遗传结构单一，一方面反映了群体内存在大量内繁育（无融合生殖、近交），另一方面也说明了在进化过程中该种曾经历了严重的瓶颈效应，遗传变异大量丧失。**

关键词：望天树；遗传多样性；居群分化

中图分类号：Q 948，Q78 **文献标识码：**A **文章编号：**0253－2700（2001）03－0313－09

Population Genetic Structure and Differentiaton of *Parashorea chinensis*（Dipterocarpaceae）

LI Qiao－Ming，XU Zai－Fu

（*Xishuangbanna Tropical Botanical Garden*，*Chinese Academy of Sciences*，Mengla 666303，China）

Abstract：The genetic diversity and population differentiation of *Parashorea chinensis*，a rare and endangered dipterocarp，and listed in the Plant Red Book under Grade I，were examined using allozyme analysis of horizontal sliceable starch gel electrophoresis. Considering its narrow distribution，which was limited in the South & Southeast of Yunnan and Southwest of Guangxi，allozyme data for 16 loci of 11 enzymes in 9 natural populations（as a comparison，two cultivated populations in Xishuangbanna Tropical Botanical Garden were analyzed）indicated extremely low level of genetic variability in these eleven populations with the proportion of polymorphic loci（P）ranging from 6.25% to 12.50%（mean 6.82%），average number of alleles per locus（A）from 1.06 to 1.13（mean 1.07），average expected heterozygosity（He）per locus from 0.032 to 0.054（mean 0.035），and average observed heterozygosity Ho = 0.063. The genotypes of locus Pgm－1 were heterozygous，and the other loci were homozygous. There existed low degree of population differentiation among the populations with G_{ST} value as low as 0.030，which was very different from the published results of other tropical forests species. The homogeneity of genetic structure of *Parashorea chinensis* could be the im-

* **收稿日期：**2000－03－14，2000－10－16 **接受发表**

作者简介：李巧明（1973－），**女，云南人，在读博士研究生，主要从事热带生物多样性保护与持续发展研究。**

pacts from several factors including the inbreeding (apomixis, selfing) in populations, and the bottleneck effect occurring in its evolution, which led to the much loss of genetic variability.

Key words: *Parashorea chinensis*; Genetic diversity; Population differentiation

龙脑香科（Dipterocarpaceae）柳安属（*Parashorea*）植物望天树（*Parashorea chinensis*）不仅是热带雨林的上层优势种（关键种），还是国家一级珍稀濒危保护植物，为半特有种。在我国仅局限分布于滇南的勐腊，滇东南的河口、马关和桂西南的田阳、那坡、龙州、巴马等地。3 个不同分布区的望天树在形态上（主要是果翅的大小和质地上）存在着生态地理变异（陶国达等，1982；朱华，1992）。滇东南和桂西南的望天树曾被定为滇南望天树的变种（望天树协作组，1977；擎天树协作组，1977），后又把它们合并为一个种 *Parashorea chinensis*（陶国达等，1990），并归入 *Shorea* 属（朱华等，1992），最后订名为 *S. wangtianshuea*（杨永康等，1994）。但据世界龙脑香科专家 Peter Ashton 的意见，不赞成将望天树归入 *Shorea* 属，望天树的学名仍应采用 *Parashorea chinensis* Wang Hsie。望天树和该科植物版纳青梅（李巧明等，2001）具有类似的起源和分布状况；并具有龙脑香科植物的特性，以致于种群难于扩张（殷寿华等，1990）。尽管对望天树的分类和分布、种群结构、生殖生物学特点以及保护和繁殖等进行了一些研究（肖来云等，1992；许再富等，1992；赵学农等，1990；1995），但迄今对望天树这一重要类群的遗传多样性所知甚少。本研究采用酶电泳技术，对望天树居群进行研究，探讨其居群遗传结构及分化，为在保护研究上采取正确措施及方法提供科学依据，在保护生物学上有较高的科学意义。此外，也可为望天树的分类鉴定提供酶电泳佐证资料。

1　材料和方法

1.1　采样及样品处理

望天树的样品采自滇南勐腊县的补蚌一带（5 个居群），滇东南的河口和马关（2 个居群），以及桂西南的田阳和那坡（2 个居群），详见表 1。同时还对勐仑植物园栽培的望天树居群进行取样（2 个居群，分别来自勐腊和广西），作为比较。取样个体数量取决于居群大小，取样时个体间距尽可能大，以避免同宗后代。考虑到望天树的种子较大，具快速的发芽方式，绝大多数种子集中降落在离母树 15 ~ 30 m 的范围内，几乎都是在母树的树冠之下。因此间隔 15 ~ 30 m 左右采样，并且几乎都是采集母树树冠之内的小苗，但也不能避免一株母树的种子飞到另一株母树之下，但采取随机方式采样，可以最大限度的保证所采小苗不是来自同一株母树。由于交通运输不方便，刚采到的同龄嫩叶于 0 ~ 4 ℃保鲜，迅速运往实验室后，样品于 – 70 ℃低温冷冻箱保存。同时采集了一批小苗栽种于实验室附近，作为新鲜样品对照。

1.2　酶电泳实验

采用“水平切片淀粉凝胶电泳等位酶分析”方法，酶电泳实验的条件与步骤与版纳青梅的相同（李巧明等，2001）。用复杂磷酸提取缓冲液（pH 7.5）冰镇研磨提取酶液，提取液中含 1% 的巯基乙醇，8% 的聚乙烯基吡咯烷酮（PVP – 40T），10% 的二甲基亚砜（DMSO）。采用 3 种缓冲液系统 I. 0.02 mol/L Citrate/histidine（pH 7.0）；II. Tris – citrate

（pH 7.0）；III. Lithium – borate（pH 8.3）（Soltis 等，1983；Wendel 等，1989），对 18 种酶系统进行检测。获得 11 种酶系统共 16 个等位酶位点（表 2）。酶的组织化学染色方法参考 Soltis 等（1983）和 Wendel 等（1989）配方。

表 1　望天树 11 个居群的居群编号、名称、产地和采集数

Table 1 Name and locality of 11 populations of *P. chinensis*

居群序号 Pop. no. on printout.	居群编号 Original pop. no	居群名称 Population name	产地 Locality（采样地）	采集株数 No. of the samples
1	Bs01	白沙河片 Baishahe	勐腊（Bs）	21
2	Hy02	灰阴河片 Huiyinhe	勐腊（Hy）	18
3	Ns03	南沙河片 Nanshahe	勐腊（Ns）	5
4	Jp04	景飘南杭河片 Jpnhanghe	勐腊（Jp）	14
5	Am05	阿棉洛巴片 Amianluoba	勐腊（Am）	10
6	Mg06	小南溪 Xiaonanxi	马关（Mg）	25
7	Hk07	南溪河谷 Nanxihegu	河口（Hk）	25
8	Ty08	坤坪乡 Kunpingxiang	田阳（Ty）	27
9	Np09	百坎村 Baikanchun	那坡（Np）	20
10	Bn10	植物园 Zhiwuyuan	勐腊（Bn）	10
11	Gx11	植物园 Zhiwuyuan	广西（Gx）	10

表 2　电泳检测所用酶系统、凝胶缓冲系统和位点数目

Table 2 The enzyme systems and electrophoretic data

酶系统 Enzyme system	缩写 Abb.	酶分类编码 E. C. No.	缓冲系统 Gel buffer	位点数目 No. of loci
天冬氨酸转氨酶 Aspartate aminotransferase	AAT	E. C. 2. 6. 1. 1	III	1
还原型辅酶 I 心肌黄酶 NAD（P）H – Diaphorase	DIA	E. C. 1. 6. 2. 2	I	2
果糖二磷酸酶 Fructose – bisphosphatase	FBP	E. C. 3. 1. 3. 11	I	1
6 – 磷酸葡萄糖脱氢酶 Glucose – 6 – phosphate dehydrogenase	G6PD	E. C. 1. 1. 1. 49	II	1
异柠檬酸脱氢酶 Isocitrate dehydrogenase	IDH	E. C. 1. 1. 1. 42	II	2
苹果酸脱氢酶 Malate dehydrogenase	MDH	E. C. 1. 1. 1. 37	I	2
苹果酸酶 Malic enzyme	ME	E. C. 1. 1. 1. 40	I	1
磷酸葡萄糖异构酶 Phosphoglucoisomerase	PGI	E. C. 5. 3. 1. 9	I	2
磷酸葡萄糖变位酶 Phosphoglucomutase	PGM	E. C. 2. 7. 5. 1	I	2
过氧化物酶 Peroxidase	PER	E. C. 1. 11. 1. 7	III	2
莽草酸脱氢酶 Shikimate dehydrogenase	SKD	E. C. 1. 1. 1. 25	II	2

1.3　等位酶分析及数据处理

等位酶位点和等位基因的命名按常规，等位酶位点上衡量遗传变异大小的指标，衡量各居群之间遗传分化大小的指标与版纳青梅的相同（李巧明等，2001；葛颂，1989；Nei，1975）。最后进行聚类分析，得到各类群植物的聚类分支图。上述各项指标的计算均用 BIOSYS – 1（Swofford 等，1989）软件完成。

2 实验结果

通过对 18 种酶系统的检测，根据获得的清晰酶谱确定每一居群每个个体每一酶位点的基因型（葛颂等，1997）。其中 11 种酶系统 16 个酶位点获得了清晰和稳定的谱带，这 11 种酶系统共受 18 个基因位点编码，其中 2 个位点的酶谱显色太弱，不做进一步分析。本文以上述 11 种酶系统 16 个位点为遗传标记进行群体遗传学分析。这些酶系统的种类、编码位点数目和检测所用的凝胶缓冲液系统详见表 2。一些单态位点及多态位点的电泳谱带式样见图版 I。

2.1 遗传变异性

望天树 11 个居群，在所确定的 11 个等位酶位点上只有 2 个位点 Pgm – 1 和 Me 为多态的（有 2 个以上等位基因）（图版 I：1 ~ 3），其余 14 个位点（Mdh – 1、Mdh – 2、Skd – 1、Skd – 2、G6pd、Aat、Per – 1、Pgi – 1、Pgi – 2、Pgm – 2、Dia – 1、Idh – 1、Idh – 2、Fbp）均为单态位点（只有 1 个等位基因）（图版 I），多态位点占 12.5%。多态位点 Me 仅出现于居群 Ty 08 中，其基因型频率为：A（0.778），B（0.222）；多态位点 Pgm – 1 出现于所有居群中，在居群 Np 09 中，其基因型频率为 A（0.225），B（0.275），C（0.500）；在其它居群中其基因型频率为 A（0.000），B（0.500），C（0.500）。此外，PGI 的酶谱上出现了多条带的现象，有 4 条带（图版 I：5），可能是出现了重复位点，也可能是由于多倍体所致。望天树不同群体变异水平的几个指标列于表 3。由表 3 可见，望天树居群的遗传多样性水平极低。多态位点比率 P 为 6.25 ~ 12.50%（平均为 6.82%），等位基因平均数 A 为 1.06 ~ 1.13（平均为 1.07），平均期望杂合度 He 为 0.032 ~ 0.054（平均为 0.035），平均观测杂合度 Ho 为 0.063。Pgm – 1 位点的固定指数 $F = -1$，Me 位点的固定指数 $F = 1$。各居群内所有 Pgm – 1 位点均为杂合体，其余位点均为纯合体。

表 3 望天树居群的遗传变异指标

Table 3 Genetic variability in 11 populations of *P. chinensis*

序号 No.	居群 Population	Mean sample size per locus	*A*	*P* *	*Ho*	*He* * *
1	Bs	20.0	1.06	6.25	0.063	0.032
2	Hy	18.0	1.06	6.25	0.063	0.032
3	Ns	5.0	1.06	6.25	0.063	0.035
4	Jp	14.0	1.06	6.25	0.063	0.032
5	Am	10.0	1.06	6.25	0.063	0.033
6	Mg	25.0	1.06	6.25	0.063	0.032
7	Hk	24.0	1.06	6.25	0.063	0.032
8	Ty	27.0	1.13	12.50	0.063	0.054
9	Np	20.0	1.13	6.25	0.063	0.040
10	Mz	9.0	1.06	6.25	0.063	0.033
11	Gx	9.0	1.06	6.25	0.063	0.033
平均值 Mean			1.07	6.82	0.063	0.035

* A locus is considered polymorphic if the frequency of the most common allele does not exceed 0.99

* * Unbiased estimate（see Nei，1978）

2.2　群体分化大小

表 4 是望天树 2 个多态位点的 F 统计分解值。Me 位点的 F_{IT}和 F_{IS}值均为 1，表明此位点全为纯合体。Pgm - 1 位点的 F_{IT}和 F_{IS}值均为负值，且接近 - 1，表明此位点杂合体严重过量。群体间的基因分化系数 $G_{ST}=0.030$，即在总的遗传变异中，有 3.0% 的变异存在于群体间。根据各居群基因频率算出各居群间的遗传一致度大小，Ty08 居群、Np09 居群和其它居群间的 I 值为 0.997，其它居群间的 I 值均为 1.000，Ty08 居群和 Np09 居群间的 I 值为 0.993。这说明遗传分化主要存在于 Ty08 居群和 Np09 居群之间，以及它们和其它居群之间。根据居群间的遗传一致度和遗传距离，按照 Nei（1978）的方法进行不加权平均聚类分析，得出望天树 11 个居群的相似性聚类图，结果见图 1，除 Ty08 居群和 Np09 居群外，其余 9 个居群几乎完全一致，Ty08 居群、Np09 居群和其它 10 个居群略有差异。即滇南和滇东南的望天树居群几乎没有差异，差异主要存在于它们和桂西南的居群之间，以及桂西南的两个居群之间。此外，植物园栽培的 Gx11 居群也和滇南、滇东南的居群无异，说明植物园原记录有误，其栽培的应都是从勐腊引种来的后代。或由于采样的片面性所致，可能完全采种于一株母树下。

表 4　望天树 2 个多态位点的 F 统计量

Table 4 Summary of F - statistics at 2 loci

Locus	$F_{(IS)}$	$F_{(IT)}$	$F_{(ST)}$
Me	1.000	1.000	.206
Pgm - 1	- .956	- .924	.016
Mean	- .843	- .788	.030

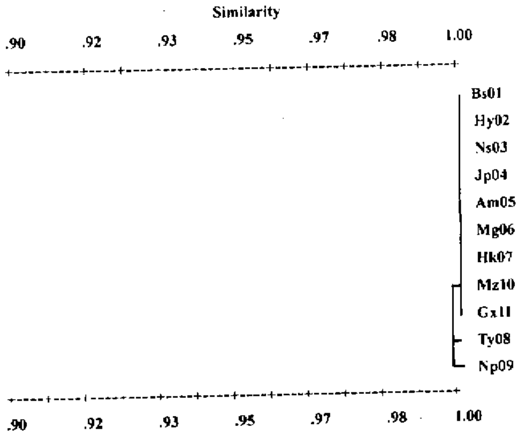


图 1　望天树 11 个居群的相似性聚类图

Fig. 1 Phenograms of UPGMA cluster analysis based on Nei's genetic identity among 11 populations of *P. chinensis*

3　讨论

3.1　繁育系统

基于等位酶资料，所有居群的 Pgm - 1 位点均为杂合体，其固定指数（内繁育系数）

$F = -1$，可以看出，此位点上发生了杂合体的固定，可能是由于多倍体所致；也可能由于居群内存在无融合生殖，望天树的种子存在多胚现象，也说明了这一点；而无融合生殖往往是与多倍体植物联系在一起的（Asker 等，1992）。此外，PGI 的酶谱出现了多带现象，可能是 Pgi－1 位点发生了重复，有 2 个重复位点，也可能是多倍体所致。在国内此科植物的细胞学还未做过研究，国外此属植物的倍性有变化。关于望天树的倍性问题需进一步研究。不管哪种情况，意味着望天树类群是比较进化的。其它所有位点均为纯合体，也可能是由于‘有效自交’或地方居群结构产生近亲交配的结果。估计其繁育系统为近交，并存在无融合生殖。

3.2　居群内遗传变异

Hamrick 等（1979）认为具有高水平遗传变异的植物种多为寿命长、地理分布广、风媒授粉、结实性高和处于演替末期的物种。本研究的检测结果表明望天树在居群内的变异水平极低，$P = 6.25 \sim 12.50\%$（平均为 6.82%），$A = 1.06 \sim 1.13$（平均为 1.07），$He = 0.032 \sim 0.054$（平均为 0.035），$Ho = 0.063$。大大低于 Hamrick 等（1989）报告的热带物种（包括热带草本分类群）的 P 值 32.7%，He 值 0.109；热带特有种的 P 值 18.7%，He 值 0.045。望天树局限分布于滇南的勐腊、滇东南的河口和马关、以及桂西南的那坡、田阳等地。由于种群较小，以及种子的重力散布和快速萌发的特性，导致了严重的自交或近交，加上具无融合生殖这种类似于无性繁殖的繁殖类型，以至于居群内变异水平极低。而 Ty08，Np09 居群内出现了稀有等位基因，可能是由于遗传漂变的结果。

3.3　居群分化

在本实验研究中，望天树的不同居群间显示了低水平的遗传分化，其 G_{ST} 值为 0.030。大大低于 37 个热带分类群的 G_{ST} 平均值 0.109（Loveless，1992）。以前的研究（Loveless 等，1984；Hamrick 等，1989）已经表明了 G_{ST} 值在不同的分类群、生活型、分布范围、分布地区、繁育系统、传粉特征、种子散布机制和演替生境的植物中大不相同。其中，影响植物种群遗传变异大小的主要因素依次为：繁育系统、分布范围和生活型（Hamrick 等，1979）。此外，种子散布机制也显示了类群间 G_{ST} 值的很大差异，非生物散布的物种显示了比生物散布的物种两倍多的居群分化。Hamrick 等（1989）发现靠风散布的植物具有低水平的居群分化（$G_{ST} = 0.143$），而靠重力散布的植物具有相当强的居群趋异（$G_{ST} = 0.277$）。望天树居群内存在着严重的近交，加上其分布范围的局限性，不同居群间地理上的隔离，以及种子的重力散布，必然产生居群间大量的分化。但在本实验研究中，望天树的不同居群间只显示了低水平的遗传分化，这可能与等位酶分析方法的缺点有关，有限种类的酶分析会带来一定的偏差，常选用的酶只有十几种，很难说它们就是整个基因组的随机取样。有的酶在种内变异大，有的则很少变化。此外，所选酶的所有基因未必都能表达在酶谱上。此外，这也可能与其进化历史有关。

3.4　进化历史

望天树群体低水平的遗传多样性和群体分化，可能和其特定的进化历史有关。据研究，龙脑香科起源于第三纪早期的冈瓦那古陆，古巽他大陆是这个科的多样化中心，并从此向四周呈放射状的迁移分布。龙脑香科植物是在各自的分布区中逐渐演化，并克服了气候、地形上的障碍，进一步扩大了分布的范围，我国的龙脑香科种类可以认为是这个科在

东南亚分布的北缘成分（许再富等，1982）。植物地理研究表明，望天树可能直接和间接地起源于马来西亚的祖先类群（朱华，1996），望天树可以认为是龙脑香科在东南亚分布的北缘成分。在该种的进化历史上，望天树在其向北、向海拔较高地带迁移的过程中，曾发生过群体的急剧减小，从而导致严重的瓶颈效应（bottleneck effect），丢失了许多等位基因，遗传变异大量丧失；但此后望天树的残遗群体又遇到适宜的环境条件而逐渐扩大了其分布范围，只是其遗传多样性仍保持在极低的水平上（$P = 0.0682$）。广布于北美的脂松（*Pinus resinosa*）也具有相似的进化历史，并得到了相似的结果（$P = 0.111$）（Allendorf 等，1982）。目前，在老挝、越南北部也有望天树的分布，望天树可能由越南经老挝扩展至滇南，同时由越南扩展至滇东南和桂西南；也可能老挝和越南有着共同的起源。国内不同地区的望天树可能有着共同的起源。

郭玲等（1992）曾用聚丙烯酰胺凝胶电泳对勐腊、河口、田阳的望天树进行了过氧化物酶、酸性磷酸酶的研究，认为田阳和河口的样品无差异，而与勐腊样品有差异。但仅限于生化表型的定性描述，即谱带多少和迁移率的描述，没有按 Mendel 定律分析其谱带背后的遗传本质。加之，多为个别取样，而不是居群取样，来自不同类群的电泳资料直接进行比较，如简单地计算谱带数目、迁移率等等，这种做法不仅从生化角度上看是有缺陷的，而且会丢失电泳方法中同源性比较和基因频率定量分析的许多优点（Gottlieb，1977）。

3.5　分类上的证据

稳定的形态变异是有遗传学基础的、能够反映到基因水平的检测。曾根据形态上的差异把滇东南和桂西南的望天树做为滇南望天树（*Parashorea chinensis*）的变种处理（*P. chinensis* var. *guangxiensis* 和 *P. chinensis* var. *hekouensis*），后又合并为一个种 *P. chinensis*，并订名为 *S. wangtianshuea*。经过等位酶分析计算，所有居群的遗传一致度均符合种内居群间的标准，其遗传一致度高达 0.993，0.997 和 1.000。由此看来，把不同地区的望天树合并为一个种是很妥当的。虽然 3 个分布区的望天树在形态上存在着一些差异，但考虑到其生活史特征，如传粉行为，种子散布方式及地理分布范围等，不同居群间必然会产生一些分化。但其分化水平很低，并未超过种内居群间的水平。

3.6　保护生物学上的意义

生物多样性的保护最终是要保护遗传多样性，因为一个物种的稳定性和进化潜力依赖其遗传多样性。望天树作为一级珍稀濒危保护植物，由于居群较小，个体数目少，居群分布区域狭窄，而且分布的地点少，这可能是自然或人为因素引起其适宜生境的缩小造成的。另外，各居群间的基因流微弱，随机遗传漂变的作用强烈。因此，种内遗传多样性面临大量丧失的危险。群体太小，势必增加近亲个体间交配的机会，这无疑将减少配子间遗传重组的机率；加上望天树具有无融合生殖这种繁殖方式，世代间的基因传递没有经过遗传重组，无法不断产生适应变迁环境的遗传变异。近交可以提高群体的短期适合度，但从长远的角度讲，这对物种的进化是极为不利的。

致谢　本研究的实验部分在中国科学院昆明动物研究所细胞与分子进化开放研究实验室完成。

〔参 考 文 献〕

葛颂，1989. 用同工酶定量分析林木群体变异和分化的方法〔J〕. 西南林学院学报，**9**（1）：84—90

葛颂，王海群，张灿明等，1997. 八面山银杉林的遗传多样性和群体分化〔J〕. 植物学报，**39**（3）：266—271

郭玲，许再富，1992. 望天树的同工酶分析及其遗传多样性鉴别. 见：《主要珍稀濒危树种繁殖技术》编辑委员会编，主要珍稀濒危树种繁殖技术〔C〕. 北京：中国林业出版社，104—110

李巧明，许再富，2001. 版纳青梅居群的遗传多样性和群体分化〔J〕. 云南植物研究，**23**（2）：201—208

擎天树协作组，1977. 广西珍贵树种擎天树〔J〕. 植物分类学报，**15**（2）：22—30

陶国达，童绍全，1982. 中国龙脑香科资料〔J〕. 云南植物研究，**4**（4）：345—346

陶国达，童绍全，1990. 中国植物志 50 卷 2 分册〔M〕. 北京：科学出版社，113—131

望天树协作组，1977. 云南发现稀有珍贵树种——望天树〔J〕. 植物分类学报，**15**（2）：10—21

肖来云，普正和，1992. 不同光照条件望天树幼苗生长研究. 见：《主要珍稀濒危树种繁殖技术》编辑委员会编，主要珍稀濒危树种繁殖技术〔C〕. 北京：中国林业出版社，63—66

许再富，陶国达，1992. 望天树在群落中的某些特性及其保护的研究. 见：《主要珍稀濒危树种繁殖技术》编辑委员会编，主要珍稀濒危树种繁殖技术〔C〕. 北京：中国林业出版社，100—104

许再富，禹平华，1982. 引种的龙脑香科植物对低温适应性的探讨〔J〕. 云南植物研究，**4**（3）：297—301

杨永康，吴家坤，1994. 望天树学名研讨〔J〕. 武汉植物学研究，**12**（2）：189—191

殷寿华，帅建国，1990. 望天树种子散布、萌发及其种群龄级配备的关系研究〔J〕. 云南植物研究，**12**（4）：415—420

赵学农，刘伦辉，高圣义等，1995. 西双版纳望天树种群带状与分层格局〔J〕. 云南植物研究，**17**（1）：33—40

赵学农，曹敏，和爱军，1990. 望天树种群动态的初步研究〔J〕. 云南植物研究，**12**（4）：405—414

朱华，1992. 不同地区望天树种群形态特征的比较〔J〕. 广西植物，**12**（3）：269—271

朱华，王洪，1992. 西双版纳龙脑香科植物纪要〔J〕. 云南植物研究，**14**（1）：21－24

朱华，1996. 西双版纳龙脑香林植物区系起源探讨. 见：中国科学院西双版纳热带植物园编，热带植物研究论文报告集，第 4 集〔C〕. 昆明：云南大学出版社，36—52

Allendorf F W，Knudsen K L，Blak G M，1982. Frequencies of null alleles at enzyme loci in natural populations of ponderosa and red pine〔J〕. *Genetics*，100：497—504

Asker S E，Jerling L，1992. Apomixis in Plants〔M〕. Boca Raton：CRC press

Gottlieb L D，1977. Electrophoretic evidence and plant systematics〔J〕. *Ann Missouri Bot Gard*，**64**：161—180

Hamrick J L，Linhart Y B，Mitton J B，1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants〔J〕. *Ann Rev Ecol Syst*，**10**：173—200

Hamrick J L，Godt M J W，1989. Allozyme diversity in plant species. In：Brown A H D，Clegg M T，Kahler A L *et al*（eds），Plant Population Genetics，Breeding and Genetic Resources〔C〕. Sunderland，MA：Sinauer，Associates，Inc.，44—64

Loveless M D，Hamrick J L，1984. Ecological determinants of genetic structure in plant population〔J〕. *Ann Rev Ecol Syst*，**15**：65

Loveless M D，1992. Isozyme variation in tropical trees：Patterns of genetic organization〔J〕. *New For*，**6**：67—94

Nei M，1975. Molecular Population Genetics and Evolution〔M〕. New York：Elsevier

Nei M，1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals〔J〕. *Genetics*，**89**：583—590

Soltis D E，Haufler C H，Darrow D C *et al*，1983. Starch Gel Electrophoresis of Ferns：A Complication of Grinding Buffers，Gel and Electrode Buffers，and Staining Schedules〔J〕. *Amer Fern J*，**73**（1）：9—27

Swofford D L，Selander R B，1989. BIOSYS－1，a computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics，release 1.7. － Swofford D L〔M〕. IL，USA：Illinois Natural History Survey

Wendel J F，Weeden N F，1989. Visualization and Interpretation of Plant Isozymes. In：Soltis D E，Soltis P S（eds），Isozymes in Plant Biology〔C〕. Portland，Oregon：Dioscorides Press，5—45

〔下转 338 页〕

图版说明

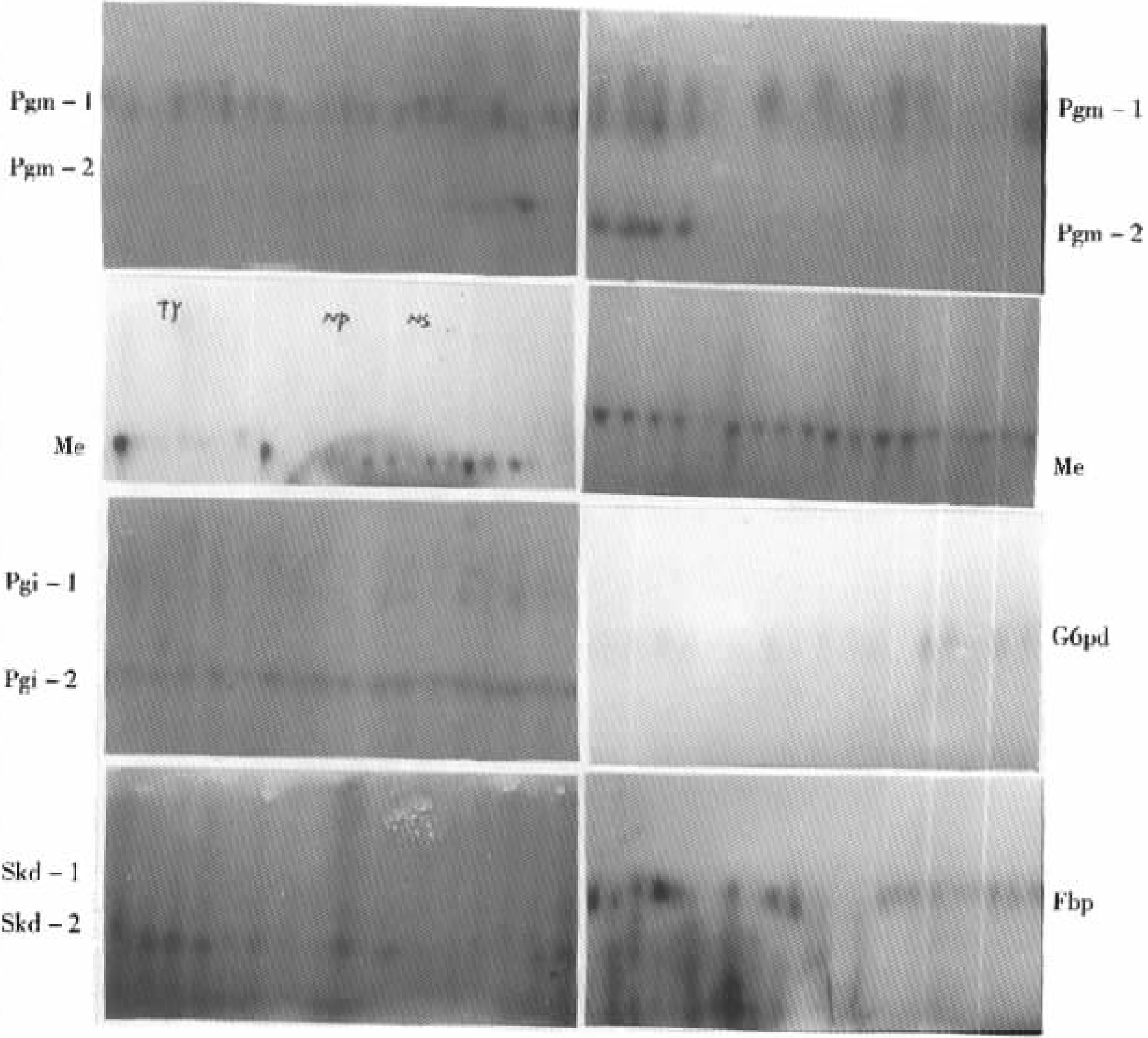
图版 I　**望天树的酶谱式样** 1～3．2 **个多态位点** Pgm－1，Me（**在** Ty08 **居群中）的酶谱式样**；4～8．7 **个单态位点**（Me，Pgi－1，Pgi－2，G6pd，Skd－1，Skd－2，Fbp）**的酶谱式样。**

Explanation of Plate

Plate I　Banding patterns of enzymes in the species of *Parashorea chinensis*：1～3．Banding patterns at the 2 polymorphic loci Pgm－1，Me（in population Ty08）；4～8．Banding patterns at the 7 monomorphic loci（Me，Pgi－1，Pgi－2，G6pd，Skd－1，Skd－2，Fbp）.

李巧明等：龙脑香科植物望天树的居群遗传结构及分化　　　　图版 I

LI Qiao – Ming *et al*: Population Genetic Structure and Differentiation of *Parashorea chinensis* of Dipterocarpaceae　　　　Plate I



See explanation at the end of text